

L'encéphalisation chez les Urodèles.

I. Analyse volumétrique de l'encéphale et de ses étages : recherche d'un lot d'espèces de « base »

par Michel THIREAU *

Résumé. — Ce travail porte sur plus de 40 % de l'effectif mondial d'espèces et de sous-espèces d'Urodèles et sur 75 % des familles. Les potentialités évolutives sont très fortes dans le mésencéphale et surtout dans le métencéphale. Chaque famille représente une radiation adaptative dont le niveau moyen d'évolution définit un certain gradient. Un lien est établi entre le développement d'un étage encéphalique et ses capacités fonctionnelles. Il a été constitué un lot d'espèces de « base » à caractères primitifs.

Abstract. — This work covers more than 40 % of the species and subspecies and 75 % of the families of the Urodeles world population. The evolutionary potentialities are very strong in the mesencephalon and especially in the cerebellum. Each family represents an adaptatory radiation whose mean level of evolution defines a certain gradient. A relationship is established between the development of the gross structure and its functional capacities. A group of « basic » species with primitive characters has been constituted.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	528
MATÉRIEL	528
MÉTHODE	529
RÉSULTATS	531
I. Recherche d'une allométrie moyenne pour le calcul d'indices à partir de l'ensemble des liaisons étudiées	531
II. L'indice d'évolution (Ie) des espèces et des familles d'Urodèles.....	534
III. L'indice de potentialité évolutive (Ipe) chez les Urodèles	538
IV. Recherche d'un lot d'espèces d'Urodèles de « base ».....	538

* Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier 75005 Paris, et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.

DISCUSSION — CONCLUSION	540
REMERCIEMENTS	542
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	543

INTRODUCTION

Cette étude quantitative interspécifique des Urodèles concerne le volume des unités encéphaliques (l'encéphale et ses étages) corrélées au poids somatique. Nous avons déjà abordé ce sujet avec : l'étude du volume des régions encéphaliques (étages, structures et zones) de *Salamandra salamandra* (L.) (THIREAU, 1975c) ; la recherche de l'allométrie interspécifique des Urodèles (THIREAU, 1975b) ; l'estimation de la variabilité volumétrique intraspécifique des unités encéphaliques de *Salamandra salamandra* (L.) (THIREAU, 1975d), d'*Hydromantes italicus* Dunn et de l'ensemble des Urodèles (THIREAU, 1975e).

La recherche interspécifique du volume des unités encéphaliques est un mode d'investigation neuroanatomique dont la portée évolutive est manifeste chez les Mammifères : Insectivores (BAUCHOT, 1963) et Chiroptères (STEPHAN et PIRLOT, 1970). Les Urodèles sont encore peu étudiés à cet égard (RÖNRS, 1955). A partir de la loi de dysharmonie de croissance (TEISSIER, 1948) et d'un ensemble d'indices en dérivant (BAUCHOT, 1963), nous proposons une approche neuroanatomique évolutive de l'ordre. Dans la perspective d'études détaillées, particulièrement des structures et des zones télencéphaliques, nous avons cherché à définir un lot d'Urodèles primitifs dits de « base » au sens de BAUCHOT et STEPHAN, 1966.

MATÉRIEL

Ce travail porte sur 46 espèces et sous-espèces d'Urodèles répartis ainsi dans les diverses familles : 21 Salamandridae, 14 Plethodontidae, 5 Ambystomatidae, 3 Hynobiidae, 2 Necturidae et 1 Amphiumidae (tabl. II). Nous jugeons indispensable, même pour un travail de neuroanatomie comparée, d'indiquer l'origine de notre matériel.

La provenance de certaines espèces a déjà été indiquée dans des articles antérieurs. Il s'agit de : *Salamandra s. fastuosa* Schreiber, (THIREAU et coll., 1973) ; *Euproctus asper* (Dugès) et *Euproctus a. castelmouliensis* Wolterstorff, (THIREAU, 1973a) ; *Triturus helveticus* (Razoumowsky), (THIREAU, 1973b) ; *Triturus alpestris* (Laurenti), *Salamandra s. terrestris* (Lacépède), *Salamandra atra* Laurenti, *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn) et *Hydromantes italicus gornuani* Lanza, (THIREAU, 1975a).

D'autres espèces proviennent des localités suivantes : *Ambystoma maculatum* (Shaw), comté de Charles (Maryland, États-Unis), III-70¹ ; *Ambystoma texanum* (Matthes), Columbia (Missouri, États-Unis), V-71 ; *Aneides lugubris* (Hallowell), comté de Contra costa (Californie, États-Unis), II-72 ; *Batrachoseps attenuatus* (Eschscholtz)², comté d'Alameda

1. Date de récolte : mars 1970.

2. L'individu retenu pour cette étude a un poids encéphalique frais connu, il ne provient pas du lot étudié dans THIREAU, 1975a.

(Californie, États-Unis); *Bolitoglossa altamazonica* (Cope) Belém (Para, Brésil), XII-72; *Chioglossa lusitanica* Bocage, Braga (Minho, Portugal), III-74; *Desmognathus monticola* Dunn, comté de Swain (Caroline du Nord, États-Unis); *Desmognathus quadramaculatus* (Holbrook), comté d'Haywood (Caroline du Nord, États-Unis), VIII-70; *Dicamptodon ensatus* (Eschscholtz), Berkeley (Californie, États-Unis), V-72; *Ensatina eschscholtzii* ssp., Berkeley (Californie, États-Unis), IV-70; *Ensatina e. xanthoptica* Stebbins, Berkeley (Californie, États-Unis), IV-72; *Eurycea longicauda* (Green), comté de Washington (Maryland, États-Unis), V-70; *Euproctus montanus* (Savi), Ospedale (Corse), VII-73; *Hynobius naevius* (Schlegel), Hiroshima (Honshu, Japon); *Hynobius nebulosus* (Schlegel), Kawashima-cho (Skikoku, Japon); *Plethodon cinereus* (Green), comté de Carroll (Maryland, États-Unis), IV-70; *Plethodon glutinosus* (Green), comté de Bedford (Pennsylvanie, États-Unis), IV-70; *Plethodon jordani shermani* Stejneger, comté de Macon (Caroline du Nord, États-Unis); *Plethodon richmondi* Netting et Mittleman, comté de Bedford (Pennsylvanie, États-Unis), IV-70; *Proteus anguinus* Laurenti, Planina (Slovénie, Yougoslavie), XI-71; *Rhyacotriton olympicus* (Gäbe), Berkeley (Californie, États-Unis), V-72; *Salamandrina terdigitata* (Lacépède), Florence (Italie), XII-74; *Taricha granulosa* (Skilton), Berkeley (Californie, États-Unis), III-70; *Taricha rivularis* (Twitty), comté de Sonoma (Californie, États-Unis), IV-72; *Triturus boscai* (Lataste), Monforte de Lemos (Galice, Espagne), IV-70; *Triturus marmoratus* (Latreille), Fontainebleau (Seine-et-Marne, France), IV-70; *Triturus montandoni* (Boulenger), Darmanesti (Bacau, Roumanie), V-71; *Triturus vulgaris* (Linné), Illois (Seine-Maritime, France), VI-73; *Tylotriton verrucosus* Anderson, Rakshe (Népal), V-73.

Enfin quelques espèces nous ont été données ou ont été achetées sans que nous connaissions la localité de leur récolte : *Ambystoma* sp. (au stade axolet), *Amphiuma tridactylum* Cuvier, *Cynops pyrrhogaster* (Boie), *Eurycea bislineata wilderae* Dunn, *Necturus maculosus* (Rafinesque), *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque), *Pleurodeles waltli* Michahelles, *Triturus cristatus* (Laurenti).

Dans deux autres publications (THIREAU, 1973b et 1975a) nous avons discuté l'incidence du lieu de récolte des individus d'une espèce sur l'estimation des paramètres de la formule d'allométrie ($y = bx^z$). Toutefois, nous n'avons pas jugé indispensable (pour les données nouvelles) d'apporter une précision extrême sur la localité de récolte pour des raisons de protection de la nature ou pour respecter les premières mentions (« record » des anglo-saxons) d'animaux qui n'ont pas toujours été récoltés par nous-même.

MÉTHODE

Tous les encéphales ont été fixés (48 H.) au Bouin aqueux à l'exception de ceux de *Desmognathus monticola*, *Desmognathus quadramaculatus* et *Taricha granulosa* fixés (72 H.) dans une solution A.F.A. (alcool 80° : 90, formol 30 % : 10 et acide acétique : 5). Dans les quelques heures qui suivent le début de la fixation, il n'existe pratiquement aucune perte pondérale de l'encéphale, par rapport à la valeur fraîche, pour l'un et l'autre des deux fixateurs. En revanche, le coefficient de rétraction (THIREAU, 1975c) est inférieur ($K = 1,897$, $Sm \% = 11$) à la moyenne générale ($K = 2,300$, $Sm \% = 10$) pour les trois espèces fixées à l'A.F.A. Ceci indiquerait l'existence d'une seconde phase de rétraction, plus importante dans le

Bouin aqueux que dans l'A.F.A. Le détail des coefficients de rétraction individuels apparaît au tableau II. L'erreur standard de 10 % autour de la moyenne montre qu'il est préférable d'utiliser les valeurs individuelles de la rétraction. La coloration est assurée par du crétyl-violet.

La méthode d'estimation du volume de l'encéphale et de ses étages à partir des coupes histologiques et la limite des divers étages ont déjà été donnés dans THIREAU, 1975c. Compte tenu de lésions inévitables au cours de la dissection de l'encéphale, il nous a semblé préférable de nous en tenir à des résultats partiels pour les espèces suivantes : *Notophthalmus viridescens*, *Proteus anguinus*, *Plethodon jordani shermani* et *Desmognathus quadramaculatus*. Les valeurs pondérales encéphalique et somatique de chaque espèce sont celles d'un individu choisi parmi ceux du lot dont nous disposions. Dans le cas d'un lot important, nous avons calculé l'indice de dispersion $i = b/b^0$ (THIREAU, 1975a) de chaque individu : ceux dont i est faible conviennent le mieux à notre étude. C'est ainsi que nous avons choisi un individu représentatif des 8 espèces suivantes : *Triturus helveticus*, *Triturus alpestris*, *Salamandra atra*, *Salamandra s. fastuosa*, *Salamandra s. terrestris*, *Euproctus asper castelmouliensis*, *Onychodactylus japonicus* et *Hydromantes italicus gormanii*. La variabilité dont s'entourent les résultats de leur étude a été déterminée dans THIREAU (1975e, tabl. IX). Quant aux 38 espèces restantes dont nous disposions en petit nombre, notre choix a été conduit par des considérations à la fois techniques et statistiques. L'individu représentatif de chacune de ces espèces a une variabilité (du poids encéphalique et de chacun de ses étages) que nous avons déjà évaluée (THIREAU, 1975e, tabl. VIII).

Nous avons expliqué dans d'autres publications (THIREAU et coll., 1973, 1973a, 1973b) le mode de calcul de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique. La méthode est bien entendu identique pour la recherche d'allométries « poids d'un étage encéphalique — poids somatique » (THIREAU, 1975c). En vue de rendre comparables entre eux les indices des variables liées au poids somatique, il convient préalablement de rechercher une allométrie moyenne généralisable aux 6 liaisons étudiées (poids encéphalique / poids somatique¹, tencéphale / Ps, diencéphale / Ps, mésencéphale / Ps, métencéphale / Ps, myélenencéphale / Ps).

Dans ces conditions, il devient possible de rechercher des modes variés de comparaisons. L'on peut comparer ainsi les indices de dispersion d'une espèce à l'autre, pour l'encéphale ou pour chaque étage encéphalique. De même, pour chaque espèce, l'on peut comparer les indices de dispersion de l'encéphale et de ses étages. Le rapport des indices de deux espèces, pour la même unité encéphalique, définit une marge d'évolution (Me). Pour déterminer le niveau d'évolution de chaque espèce, l'on effectue la somme des indices de dispersion de ses étages encéphaliques. Puis, la somme minimale obtenue sert au calcul de l'indice d'évolution d'une espèce (I_e), rapport entre la somme de ses indices de dispersion et cette valeur minimale. La potentialité évolutive de l'encéphale ou de ses étages est déterminée à partir de la variabilité des indices de dispersion autour de la valeur de base ($b^0 = 100$). Pour l'ensemble des Urodèles et pour l'encéphale ou ses étages, nous avons recherché la somme des écarts à la valeur 100. La somme minimale obtenue sert au calcul d'un indice de potentialité évolutive de l'encéphale ou de ses étages (I_{pe}), rapport entre la somme des écarts de ses indices de dispersion (à 100) et la somme minimale. Précisons enfin que le calcul de la variabilité entourant chaque valeur des écarts indiciaires (tabl. III) est une variabilité de variabilité. L'ensemble de cette méthodologie est inspirée de la thèse de BAUCHOT, 1963.

1. Poids somatique : Ps.

RÉSULTATS

I. RECHERCHE D'UNE ALLOMÉTRIE MOYENNE POUR LE CALCUL D'INDICES
À PARTIR DE L'ENSEMBLE DES LIAISONS ÉTUDIÉES

Les liaisons étudiées sont soit le poids encéphalique lié au poids somatique (Pe/Ps), soit « poids d'un étage encéphalique — poids somatique » (Pét/Ps). La variable dépendante est un poids frais (ou un volume puisque la densité $\neq 1$) reconstitué à partir des coupes histologiques dans des conditions définies par ailleurs (THIREAU, 1975c). Les valeurs de l'axe majeur réduit (AMR) et du coefficient de corrélation (r) ont une signification en liaison interspécifique, que nous avons déjà discutée (THIREAU, 1975b). Dans cet article, notre but est de dégager une valeur AMR moyenne généralisable à l'ensemble des liaisons étudiées, de manière à calculer des indices de dispersion comparables d'une liaison à l'autre.

1. La liaison interspécifique poids encéphalique/poids somatique (Pe/Ps)

Depuis notre article sur ce sujet (THIREAU, 1975b), nous avons obtenu trois autres Salamandridae, *Chioglossa lusitanica*, *Salamandrina terdigitata* et *Taricha granulosa*, et deux autres Plethodontidae, *Desmognathus quadramaculatus* et *Ensatina eschscholtzii* ssp. Dans nos autres articles (THIREAU, 1975a, b, e) nous avons considéré *Hydromantes italicus* Dunn sans distinction subspécifique quant à son encéphale. Le choix d'un individu représentatif du lot d'*Hydromantes italicus* nous a amené à retenir *H. i. gormani*. Nous pensons cependant que l'aire de répartition disjointe (Europe-Californie) du genre fait que le problème mériterait d'être repris et approfondi avec l'étude d'autres espèces ou sous-espèces du genre *Hydromantes*.

Pour rechercher la valeur AMR de la liaison Pe/Ps nous n'avons pas pu disposer des quatre espèces (*Notophthalmus viridescens*, *Proteus anguinus*, *Plethodon jordani shermani* et *Desmognathus quadramaculatus*) dont une partie de l'encéphale a été lésée en cours de dissection. L'individu néoténique *Ambystoma* sp. n'ayant pas été inclus, il reste 41 espèces fournissant un AMR = 0,5391 ($r = 0,9612$) à partir du poids encéphalique reconstitué (sur coupes) et un AMR = 0,5648 ($r = 0,9630$) à partir du poids encéphalique frais (après dissection). Nous sommes assez loin du résultat trouvé dans une précédente note (THIREAU, 1975b) où AMR = 0,607 pour un effectif ($n = 40$) et une corrélation ($r = 0,9665$) proches de la présente étude. Comment interpréter de telles différences ? Nous considérons que la baisse du coefficient d'allométrie pour des valeurs encéphaliques fraîches vient de ce que dans un cas (AMR = 0,607) nous avons travaillé sur des données moyennes tandis que dans l'autre cas (AMR = 0,5648) nous retenons un seul individu par espèce. De plus, il intervient une erreur systématique dans la délimitation macroscopique des encéphales (THIREAU, 1975e). Plus l'encéphale est volumineux, plus on prélève (inconsciemment) de moelle épinière ; aussi l'allométrie est-elle plus forte sur encéphales frais (AMR = 0,5648) qu'avec les mêmes encéphales reconstitués (AMR = 0,5391).

Considérant comme plus proche de la réalité la valeur AMR = 0,5391, il se confirme que l'allométrie pondérale interspécifique (Pe/Ps) des Urodèles est inférieure à la valeur

2/3 exprimant une allométrie de filiation (BAUCHOT et PLATEL, 1973). Ce n'est qu'en joignant à ceux des Urodèles les résultats d'une étude semblable chez les Anoures que nous pourrions savoir si, en plus du pas évolutif Urodèles-Anoures (THIREAU, 1975*b*), il existe une filiation de classe chez les Amphibiens.

2. Les liaisons interspécifiques « poids d'un étage encéphalique/poids somatique » (Pét/Ps)

Le tableau I donne les résultats du calcul des caractéristiques statistiques des liaisons Pét/Ps. Chacune d'elles comprend dans son effectif l'ensemble des mêmes espèces que pour la liaison Pe/Ps et, selon une répartition apparaissant au tableau II, les 4 espèces dont l'encéphale a été en partie lésé : *Desmognathus quadrimaculatus*, *Notophthalmus viridescens*, *Plethodon jordani shermani* et *Proteus anguinus*. Les liaisons télencéphale/Ps (AMR = 0,5568) et myélenéphale/Ps (AMR = 0,6206) ont une allométrie plus élevée que la liaison Pe/Ps (AMR = 0,5391) ; cela montre que le télencéphale et le myélenéphale augmentent de taille plus vite que l'encéphale lui-même. En revanche, pour les autres liaisons, métencéphale/Ps (AMR = 0,4446), diencéphale/Ps (AMR = 0,4770) et mésencéphale/Ps (AMR = 0,4836) la situation est inverse. En somme l'allométrie Pe/Ps est la résultante d'allométries partielles concernant les divers étages.

TABLEAU I. — Caractéristiques statistiques des relations Pe/Ps et Pét/Ps chez les Urodèles ¹.

RELATIONS	EFFECTIF N ²	COEFFICIENT D'ALLOMÉTRIE AMR ³	COEFFICIENT DE CORRÉLATION r
Pe/Ps	41	0,5391	0,9612
Télencéphale/Ps	44	0,5568	0,9547
Diencéphale/Ps	45	0,4770	0,9390
Mésencéphale/Ps	45	0,4836	0,9118
Métencéphale/Ps	43	0,4446	0,6426
Myélenéphale/Ps	42	0,6206	0,9587

1. Poids frais (sur coupes) de l'encéphale (Pe) et de ses étages (Pét), liés au poids somatique (Ps).
2. Voir au tableau II le détail des espèces présentes.
3. Axe majeur réduit.

3. L'allométrie moyenne des liaisons interspécifiques pondérales Pe/Ps et Pét/Ps

Nous savons déjà (THIREAU, 1975*a*) que le calcul d'un indice de dispersion repose sur une valeur de base b^0 (portée à la valeur 100) ordonnée à l'origine de la droite d'allométrie du nuage de points. Les différences d'allométrie d'une liaison à l'autre (Pe/Ps ou Pét/Ps) entraîneraient une variation concomitante dans la valeur des indices de base correspondants. Toute comparaison d'une liaison à l'autre n'est alors possible qu'en recherchant une valeur de base déduite d'une allométrie moyenne calculée à partir de toutes les liaisons (Pe/Ps et Pét/Ps), soit $AMR = 0,52$. Par rapport aux indices de dispersion calculés avec les allo-

TABLEAU II. — Représentation indiciaire de l'encéphale (Ien, Ie)
et de ses étages (Id1 à Id5) chez les Urodèles.

F	Espèces	K	Ien	Id1	Id2	Id3	Id4	Id5	Ie	
I	<i>Chioglossa lusitanica</i>	2,429	105 114 123	90 104 118	106 121 136	100 121 142	117 213 309	118 136 154	1,79 2,35 2,90	
	<i>Cynops pyrrhogaster</i>	2,194	102 111 120	109 125 141	97 110 123	66 79 92	89 162 235	87 100 113	1,51 1,95 2,38	
	<i>Euproctus asper</i>	2,162	86 94 102	81 93 105	84 96 108	69 83 97	44 80 116	97 111 125	1,27 1,56 1,86	
	<i>Euproctus a. castelmouliensis</i>	2,708	107 108 109	120 122 124	92 102 112	85 88 91	56 80 104	94 99 104	1,51 1,66 1,81	
	<i>Euproctus montanus</i>	2,211	79 86 93	74 85 96	74 84 94	73 88 103	72 131 190	82 94 106	1,27 1,63 1,99	
	<i>Notophthalmus viridescens</i>	2,475	- - -	- - -	78 89 100	99 119 139	- - -	- - -	- - -	
	<i>Pleurodeles waltl</i>	2,611	79 86 93	77 89 101	76 86 96	66 79 92	38 70 102	80 92 104	1,14 1,41 1,67	
	<i>Salamandra atra</i>	2,268	120 121 122	122 125 128	116 129 142	112 115 118	88 126 164	113 119 125	1,86 2,07 2,29	
	<i>Salamandra s. fastuosa</i>	2,425	97 97 97	104 104 104	69 76 83	100 105 110	41 70 99	93 99 105	1,38 1,53 1,69	
	<i>Salamandra s. terrestris</i>	1,784	110 111 112	111 113 115	108 120 132	111 114 117	67 96 125	100 105 110	1,68 1,85 2,02	
	<i>Salamandrina terdigitata</i>	2,217	84 91 98	79 91 103	84 96 108	97 117 137	60 109 158	64 73 82	1,30 1,64 1,99	
	<i>Taricha granulosa</i>	1,744	99 108 117	94 108 122	98 111 124	95 114 133	62 112 162	96 110 124	1,50 1,88 2,25	
	<i>Taricha rivularis</i>	2,396	106 115 124	114 131 148	91 103 115	73 88 103	63 114 165	94 108 122	1,47 1,84 2,21	
	<i>Triturus alpestris</i>	2,399	105 106 107	118 120 122	86 96 106	106 109 112	79 113 147	77 81 85	1,57 1,75 1,93	
	<i>Triturus boscai</i>	2,506	88 96 104	82 94 106	99 113 127	70 84 98	58 105 152	91 105 119	1,45 1,69 2,03	
	<i>Triturus cristatus</i>	2,556	99 108 117	103 118 133	92 105 118	85 102 119	66 120 174	83 95 107	1,45 1,82 2,20	
	<i>Triturus helveticus</i>	2,612	85 92 99	78 80 82	84 93 102	130 134 138	81 116 151	96 101 106	1,58 1,77 1,96	
	<i>Triturus marmoratus</i>	2,114	89 97 105	90 103 116	83 94 105	81 98 115	35 63 91	79 91 103	1,24 1,52 1,79	
	<i>Triturus montandoni</i>	2,243	77 84 91	79 91 103	84 95 106	66 80 94	56 102 148	56 64 72	1,15 1,46 1,77	
	<i>Triturus vulgaris</i>	2,366	82 89 96	77 88 99	85 97 109	73 88 103	46 84 122	81 93 105	1,22 1,52 1,82	
	<i>Tylotriton verrucosus</i>	2,319	86 94 102	83 95 107	92 105 118	72 87 102	15 27 39	84 97 110	1,17 1,39 1,61	
II	<i>Aneides lugubris</i>	2,816	111 121 131	101 116 131	101 115 129	120 144 168	75 136 197	118 136 154	1,74 2,19 2,63	
	<i>Batrachoseps attenuatus</i>	2,025	53 58 63	51 59 67	62 70 78	55 66 77	91 165 239	35 40 45	0,99 1,35 1,71	
	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	2,486	105 114 123	107 123 139	111 126 141	103 124 145	128 233 338	68 78 88	1,75 2,31 2,88	
	<i>Desmognathus monticola</i>	1,815	70 76 82	53 61 69	66 75 84	90 109 128	39 71 103	90 104 118	1,14 1,42 1,70	
	<i>Desmognathus quadramaculatus</i>	2,133	- - -	69 79 89	83 94 105	110 132 154	47 86 125	- - -	- - -	
	<i>Ensatina eschscholtzii</i>	2,186	114 124 134	110 127 144	127 144 161	106 128 150	106 192 278	90 103 116	1,82 2,34 2,87	
	<i>Ensatina e. xanthoptica</i>	2,720	161 175 189	156 179 202	148 168 188	170 205 240	152 277 402	140 161 182	2,59 3,34 4,10	
	<i>Eurycea bislineata wilderae</i>	2,269	74 80 86	59 68 77	87 99 111	97 117 137	38 69 100	69 79 89	1,18 1,46 1,74	
	<i>Eurycea longicauda</i>	2,222	100 109 118	98 113 128	101 115 129	82 99 116	67 122 177	93 107 121	1,49 1,88 2,27	
	<i>Hydromantes italicus</i>	2,270	163 165 167	171 176 181	147 166 185	163 164 165	234 289 344	134 140 146	2,87 3,16 3,45	
	<i>Plethodon cinereus</i>	2,026	70 76 82	70 80 90	68 77 86	70 84 98	48 88 128	56 64 72	1,05 1,33 1,60	
	<i>Plethodon glutinosus</i>	2,126	96 104 112	95 109 123	96 109 122	95 114 133	69 125 181	74 85 96	1,45 1,83 2,21	
	<i>Plethodon jordani shermani</i>	2,432	- - -	77 89 101	87 99 111	68 82 96	57 104 151	- - -	- - -	
	<i>Plethodon richmondi</i>	2,503	89 97 105	93 107 121	83 94 105	72 87 102	48 88 128	78 90 102	1,26 1,57 1,89	
	III	<i>Ambystoma maculatum</i>	2,255	88 96 104	88 101 114	77 87 97	72 87 102	15 27 39	93 107 121	1,17 1,38 1,60
		<i>Ambystoma sp. (Axolotl)</i>	2,218	98 107 116	93 107 121	81 92 103	72 87 102	62 112 162	124 142 160	1,46 1,82 2,19
		<i>Ambystoma tschanum</i>	2,147	74 80 86	72 83 94	80 91 102	62 75 88	53 97 141	62 71 80	1,11 1,41 1,71
<i>Dicamptodon ensatus</i>		2,282	101 110 119	83 95 107	89 101 113	107 129 151	48 88 128	137 157 177	1,57 1,93 2,28	
<i>Rhyacotriton olympicus</i>		2,587	125 136 147	105 121 137	140 159 178	163 196 229	117 213 309	109 125 141	2,14 2,75 3,36	
IV	<i>Hynobius neivus</i>	2,360	81 88 95	76 87 98	88 100 112	56 68 80	53 97 141	86 99 112	1,21 1,52 1,83	
	<i>Hynobius nebulosus</i>	2,410	84 91 98	69 79 89	104 118 132	84 101 118	29 53 77	90 103 116	1,27 1,53 1,80	
	<i>Onychodactylus japonicus</i>	2,277	101 102 103	87 89 91	91 101 111	111 114 117	132 189 246	127 134 141	1,85 2,12 2,39	
V	<i>Necturus maculosus</i>	2,287	96 104 112	93 107 121	82 93 104	52 63 74	26 30 34	124 142 160	1,27 1,47 1,67	
	<i>Proteus anguinus</i>	2,021	- - -	87 100 113	55 63 71	55 66 77	- - -	117 134 151	- - -	
VI	<i>Amphiuma tridactylum</i>	2,185	67 73 79	71 82 93	38 43 48	39 47 55	15 28 41	84 96 108	0,83 1,00 1,17	

Liste des abréviations employées en tête de colonnes:

F = familles : I Salamandridae, II Plethodontidae, III Ambystomatidae, IV Hynobiidae, V Proteidae, VI Amphiumidae.

K = coefficient de rétraction entre encéphale frais et sur lames (K moyen = 2,3 avec $S_{m^2}/o = 10$).

Ien = indice d'encéphalisation.

Id = indice de dispersion : 1 téléencéphale, 2 diencéphale, 3 mésencéphale, 4 métencéphale, 5 myélocéphale.

Ie = indice d'évolution.

Nota : la valeur indiciaire moyenne (au centre de chaque colonne) est encadrée de sa variabilité.

métries propres à chaque liaison, le calcul de ceux-ci à partir d'une allométrie moyenne introduit une variation s'accroissant avec l'écart entre l'allométrie moyenne et l'allométrie propre à la distribution. De manière à percevoir l'importance du phénomène, nous avons calculé les indices de dispersion des points dans les cas extrêmes des liaisons myéleencéphale/Ps (AMR propre = 0,6206, AMR moyen = 0,52) et métencéphale/Ps (AMR propre = 0,4446, AMR moyen = 0,52). La variabilité moyenne de l'écart entre les indices de dispersion pour chacune des allométries est de 9,95 % pour la liaison myéleencéphale/Ps et 8,21 % pour la liaison métencéphale/Ps. Bien entendu, comparées à celles des autres liaisons, ces situations sont extrêmes. De notre position nous pouvons conclure avec BAUCHOT, 1963 que : « Cette entorse à la signification mathématique de cette méthode (l'allométrie) est justifiée par les nombreux avantages qu'on peut tirer de la comparaison directe des indices de relation (= dispersion), pour une espèce ou une structure (= unité encéphalique) déterminées. »

II. L'INDICE D'ÉVOLUTION (I_e) DES ESPÈCES ET DES FAMILLES D'URODÈLES

L'allométrie moyenne que nous venons de déterminer permet le calcul, pour les unités encéphaliques de chaque espèce, d'un indice de dispersion (I_d) à la base de l'estimation de niveaux évolutifs et de potentialités évolutives.

1. Niveau évolutif des espèces étudiées (tabl. II)

Nous aurons l'occasion au cours de la discussion d'expliciter le contenu épistémologique du concept de niveau évolutif. Présentement, nous considérons que l'indice d'encéphalisation (I_{en}), l'indice de dispersion (I_d) et l'indice d'évolution (I_e) sont des critères d'anatomie comparée quantitative, représentant le développement des unités encéphaliques des espèces. Avant de dégager d'éventuelles différences évolutives d'une famille d'Urodèle à une autre, nous donnerons pour chaque espèce son indice d'encéphalisation, l'importance relative de ses étages encéphaliques et le niveau évolutif qui en résulte.

a — L'indice d'encéphalisation (I_{en}) des espèces (tabl. II ; fig. 1)

Depuis notre article précédent (THIREAU, 1975b) nous avons disposé de nouvelles espèces : *Amphiuma tridactylum* ($I_{en} = 73$) qui est peu encéphalisé ; *Chioglossa lusitanica* ($I_{en} = 114$) et *Taricha granulosa* ($I_{en} = 108$) qui, en revanche, sont parmi les Salamandridae les plus encéphalisés tandis que *Salamandrina terdigitata* ($I_{en} = 91$) ne l'est que faiblement.

La comparaison des valeurs I_{en} pour les mêmes espèces, dans THIREAU, 1975b, et dans la présente note, montre quelques variantes normales compte tenu d'un ensemble de facteurs déjà évoqués. L'important est de dégager des tendances et, à part quelques exceptions que nous soulignons, les résultats de la présente note sont voisins de ceux proposés dans THIREAU, 1975b. Toutefois, *Euproctus montanus* est en fait beaucoup moins encéphalisé que nous le pensions ($I_{en} = 121$; THIREAU, 1975b) et l'on doit le placer dans le lot de Salamandridae peu encéphalisés puisque $I_{en} = 86$: il en va de même pour *Triturus montandoni* dont $I_{en} = 84$ (contre $I_{en} = 104$ dans THIREAU, 1975b). En revanche, *Cynops pyrrhogaster* $I_{en} = 111$ ($I_{en} = 103$, THIREAU, 1975b) et le genre *Taricha* ont une encéphalisation assez élevée et à un moindre titre également *Ambystoma* sp. (Axolotl) puisque $I_{en} = 107$

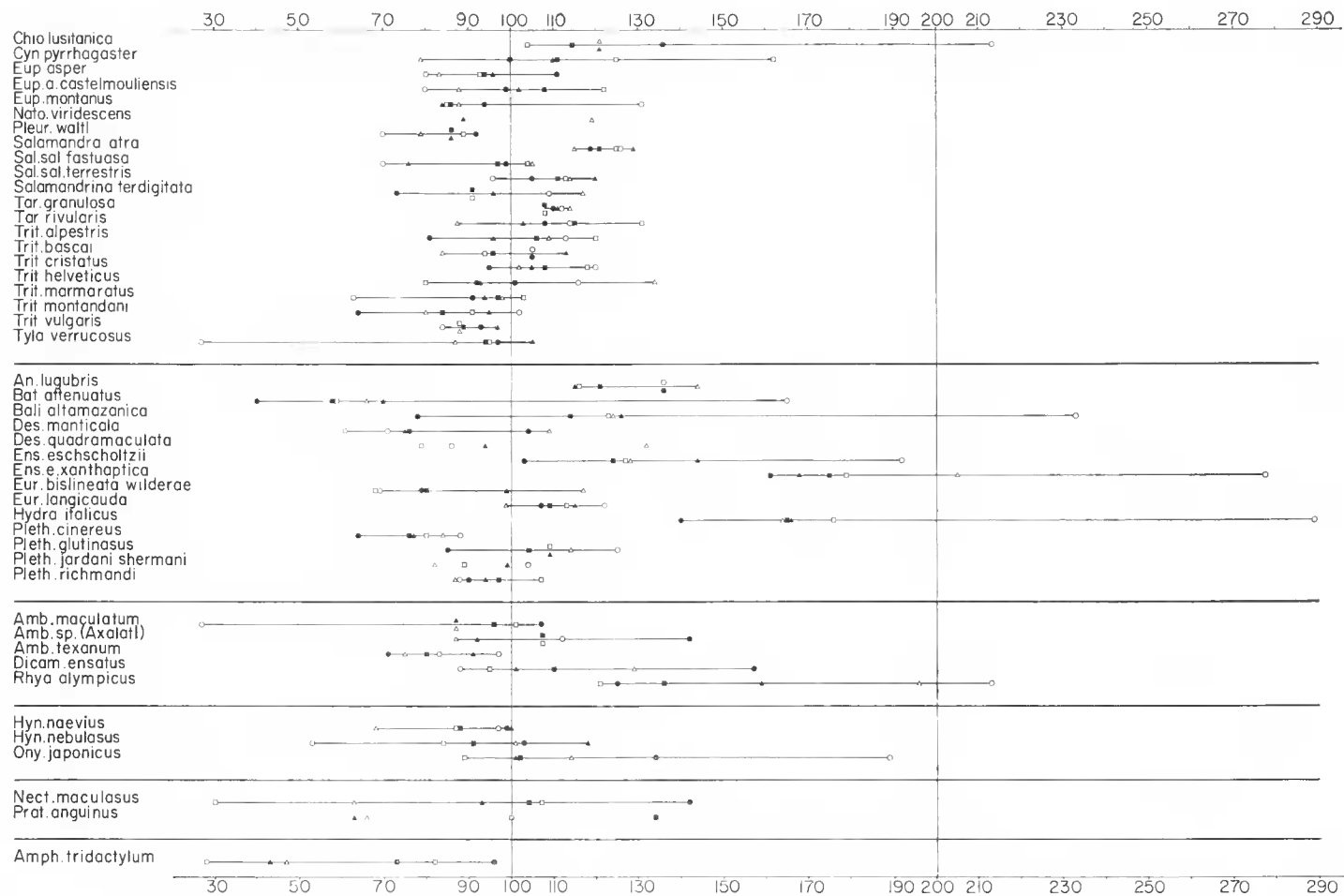


FIG. 1. — Représentation schématique des valeurs moyennes de l'indice d'encéphalisation (Ien) et des indices de dispersion (Id) des étages encéphaliques, chez les Urodèles.

Se reporter au tableau II pour interpréter les abréviations des noms de genre et pour la valeur des indices, chiffrée sur les échelles. Carré noir : Ien ; carré blanc : Id du télencéphale ; triangle noir : Id du diencéphale ; triangle blanc : Id du mésencéphale ; cercle blanc : Id du métencéphale ; cercle noir : Id du myélocéphale.

(Ien = 84, THIREAU, 1975b). Quant aux *Hynobius*, la marge d'évolution est en fait restreinte puisque Ien = 88 chez *Hynobius naevius* et Ien = 91 pour *Hynobius nebulosus*.

En ce qui concerne *Rhyacotriton* (HUMPHREY, 1958) et les Bolitoglossini (KEZER et MACGREGOR, 1971; MORESCALCHI, 1971), il semble que leur décompte chromosomique ($n = 13$) détermine une situation d'exception parmi les Ambystomatidae d'une part et les Plethodontidae d'autre part, ce que nous retrouvons avec l'étude de l'encéphalisation (voir aussi THIREAU, 1975b).

b — Comparaison des indices de dispersion (Id) des étages encéphaliques (tabl. II; fig. 1)

L'on peut déterminer pour chaque espèce l'importance relative de chaque étage encéphalique, compte tenu du niveau d'encéphalisation de ces espèces; nous laissons le soin au lecteur d'établir lui-même ce classement visualisé au tableau II. Nous nous limitons au commentaire des tendances générales de la diversification des indices de dispersion.

Chez les Salamandridae, les Id ne présentent pas un haut niveau de diversification. Avec *Taricha granulosa*, *Triturus vulgaris* et *Salamandra atra*, les étages restent au même indice et ces espèces sont extrêmement peu diversifiées. Certaines espèces, *Euproctus montanus*, *Triturus marmoratus* et *Tylototriton verrucosus*, sont apparemment diversifiées; en fait, elles doivent au métencéphale seul leur grande marge indiciaire. Celui-ci est soit très développé (*Euproctus montanus*), soit très réduit (*Triturus marmoratus* et *Tylototriton verrucosus*). Chez *Chioglossa lusitanica* et *Cynops pyrrhogaster*, la haute diversification est plus réelle bien qu'encore tributaire de l'important développement du métencéphale. Tous les autres Salamandridae ont une diversification moyenne assez bien équilibrée. Toutefois, leur métencéphale est soit développé (*Triturus montandoni* et *Triturus cristatus*), soit restreint (*Salamandra s. terrestris*, *S.s. fastuosa*, *Pleurodeles wallli*, *Euproctus asper* et *E. a. castelmouliensis*); leur myélencéphale est réduit (*Triturus montandoni*, *Triturus cristatus*, *Triturus alpestris* et *Salamandrina terdigitata*) ou développé (*Euproctus asper* et *Pleurodeles wallli*).

Chez les Plethodontidae la diversification est très élevée pour *Batrachoseps attenuatus*, *Bolitoglossa altamazonica*, *Ensatina escholtzii*, *E. e. xanthoptica* et *Hydromantes italicus*. Ces espèces ont en commun la particularité d'avoir un métencéphale très développé et un myélencéphale très réduit. Le même phénomène se rencontre, avec une diversification plus restreinte chez *Plethodon cinereus*, *Plethodon glutinosus* et à un degré encore moindre chez *Eurycea longicauda*. Chez *Aneides lugubris*, *Desmognathus monticola* et *Eurycea bislineata wilderae*, la diversification est moyenne; elle a pour caractères un myélencéphale développé et un télencéphale réduit. *Plethodon richmondi*, comme les autres espèces du genre, présente une diversification assez réduite. La tribu des Bolitoglossini a une remarquable constance quant à la diversification des unités encéphaliques. Pourtant, leur niveau d'encéphalisation est particulièrement varié d'une espèce à l'autre. Ainsi, le même type encéphalique permet de trouver *Batrachoseps attenuatus*, *Bolitoglossa altamazonica* et *Hydromantes italicus* dans des niches écologiques fort différentes. Ce problème méritera d'être repris à la lumière d'autres résultats. Par ailleurs, *Ensatina* s'écarte des Plethodontini et semble beaucoup plus proche des Bolitoglossini.

Les Ambystomatidae présentent un bon niveau de diversification avec *Dicamptodon ensatus* et *Rhyacotriton olympicus* mais l'Id des étages est variable; en particulier, le métencéphale, très développé chez *R. olympicus*, est très réduit chez *D. ensatus*. Le genre *Ambys-*

toma présente une certaine hétérogénéité : l'apparente diversification d'*Ambystoma maculatum* est liée au très faible développement de son métencéphale. En revanche, *Ambystoma texanum* est assez peu diversifié. Ne connaissant pas l'espèce d'axolotl dont nous avons disposé, il est hasardeux d'affirmer que le passage de l'état néotèque à celui d'adulte métamorphosé n'entraîne pas de modification quantitative notable de l'encéphale (DELSOL, 1962).

En ce qui concerne les Proteidae, les travaux de KEZER, SETO et POMERAT (1965), LARSEN et GUTHRIE (1974) tendent à prouver que cette famille est naturelle. Nos résultats montrent une diversification forte et équilibrée des unités encéphaliques de *Proteus anguinus* et *Necturus maculosus* mais chez celui-ci le diencéphale est plus développé.

Les Amphiumidae avec *Amphiuma tridactylum* ont une bonne diversification équilibrée.

e — L'indice d'évolution I_e des diverses espèces (tabl. II ; fig. 2)

La liaison P_e (frais ou reconstitué) / P_s permet le calcul d'indices d'encéphalisation (I_{en}) dont nous avons déjà discuté la signification dans la présente note et dans THIREAU, 1975b. L'avantage de l'indice d'évolution (I_e) est de pondérer chaque étage encéphalique au même volume de base ($b^0 = 100$). En conséquence, un étage très peu volumineux comme le métencéphale aura une représentation comparable à celle de tout autre étage dans le calcul de I_e . A partir des valeurs I_e des espèces, nous pouvons établir un rangement d'ordre croissant (tabl. II) que nous discuterons avec la recherche d'un lot d'espèces de « base ». Comme nous l'avons déjà mis en évidence avec le calcul de l'indice d'encéphalisation, il se confirme que le gradient évolutif affecte l'ensemble des espèces de chacune des familles. Celles-ci représentent donc autant de radiations adaptatives dont l'évolution peut être recherchée.

2. L'indice d'évolution (I_e) des familles d'Urodèles

Pour déterminer cet indice l'on rapporte la moyenne familiale des indices de dispersion (I_d) des étages encéphaliques à la valeur la plus faible trouvée (Amphiumidae). Le classement obtenu est le suivant : Amphiumidae, $0,83 < I_e = 1,00 < 1,17$; Proteidae, $1,27 < I_e = 1,47 < 1,67$; Salamandridae, $1,42 < I_e = 1,72 < 2,01$; Hynobiidae, $1,45 < I_e = 1,73 < 2,01$; Ambystomatidae, $1,49 < I_e = 1,86 < 2,23$ et Plethodontidae $1,61 < I_e = 2,02 < 2,42$. Malgré l'inégalité des effectifs d'une famille à l'autre (Salamandridae, $n = 20$; Plethodontidae, $n = 12$; Ambystomatidae, $n = 5$; Hynobiidae, $n = 3$; Proteidae, $n = 1$ et Amphiumidae, $n = 1$) et la variabilité entourant les valeurs centrales, l'on peut considérer que l'évolution des Urodèles présente un gradient ; nous y reviendrons au cours de la discussion. A partir de l'indice d'encéphalisation nous avons montré qu'il n'existe pas de sauts évolutifs au sein des Urodèles (THIREAU, 1975b). En revanche, l'indice d'évolution des familles (qui traduit mieux le phénomène d'évolution en pondérant la différence volumétrique des étages encéphaliques) met en évidence un certain gradient évolutif.

III. L'INDICE DE POTENTIALITÉ ÉVOLUTIVE (Ipe) CHEZ LES URODÈLES

Si l'on compare entre eux l'encéphale et ses étages au moyen de l'indice de potentialité évolutive, on obtient le classement suivant : encéphale, $0,93 < Ipe = 1,00 < 1,07$; diencéphale, $0,96 < Ipe = 1,08 < 1,21$; myélocéphale, $1,02 < Ipe = 1,16 < 1,30$; télencéphale, $1,05 < Ipe = 1,17 < 1,29$; mésencéphale, $1,26 < Ipe = 1,47 < 1,68$; métencéphale, $1,70 < Ipe = 2,87 < 4,04$. Plus l'Ipe est élevé, plus l'unité encéphalique est évolutive. Nous remarquons que l'Ipe de l'encéphale est moindre que n'importe lequel de ses étages. Dans le tableau I nous donnons la valeur du coefficient de corrélation (r) pour chaque allométrie encéphalique. Plus r est élevé plus Ipe est faible ($r = 0,9612$, Ipe = 1 pour l'encéphale) ; en contrepartie plus r est faible plus Ipe est grand ($r = 0,6426$, Ipe = 2,87 pour le métencéphale). Mais compte tenu que, d'une part, l'effectif retenu pour le calcul de l'Ipc est constant ($n = 42$) et que, d'autre part, les indices de dispersion (d'où les Ipe dérivent) sont tirés d'une allométrie moyenne, il ne faut pas s'attendre à une parfaite juxtaposition du classement des r et des Ipe de l'ensemble des unités encéphaliques. Nous estimons donc qu'en dehors des cas limites déjà évoqués le mésencéphale a des potentialités évolutives assez élevées (Ipe = 1,47) ; quant aux autres étages (diencéphale, myélocéphale et télencéphale), leurs potentialités évolutives restreintes permettent de les regrouper.

IV. RECHERCHE D'UN LOT D'ESPÈCES D'URODÈLES DE « BASE » (Fig. 2)

L'étude neuroanatomique quantitative des Urodèles, telle que nous la concevons, nécessiterait de posséder un ou plusieurs encéphales (accompagnés des valeurs Pe et Ps) pour toutes les espèces (et sous-espèces) du groupe étudié. Ce vœu n'est pas réalisable mais avec plus de 40 espèces et sous-espèces d'Urodèles, nous possédons environ 10 % de l'effectif mondial. Comme ces animaux sont répartis à travers l'ensemble des familles, nous pouvons considérer qu'ils fournissent une approche fiable de l'ordre. En conséquence, nous pouvons chercher à extraire un lot d'animaux qui auraient l'avantage de fournir une référence constante malgré les adjonctions ultérieures. C'est ainsi que BAUCHOT (1963) a été conduit à rassembler 8 espèces d'Insectivores terrestres typiques de référence (niveau T). En 1964, BAUCHOT et STEPHAN constituent un lot d'Insectivores de « base » pour les plus primitifs d'entre eux. En 1966, ces mêmes auteurs définissent le concept de « lot de base » avec plus de précision. Les espèces de ce lot doivent être connues par des poids somatiques et encéphaliques moyens sûrs ; elles doivent comporter entre elles une amplitude des poids somatiques (Ps) et encéphaliques (Pe) aussi large que possible, elles doivent posséder un degré d'organisation encéphalique aussi voisin que possible et une encéphalisation faible (= animaux sans adaptation marquée et primitifs.)

Comme nous l'avons déjà dit, l'indice d'évolution Ie a une portée phylogénétique supérieure à l'indice d'encéphalisation Ien. Nous pouvons rassembler des espèces primitives à Ie faible : *Amphiuma tridactylum* (Ie = 1), *Plethodon cinereus* (Ie = 1,33), *Batrachoseps attenuatus* (Ie = 1,35), *Ambystoma maculatum* (Ie = 1,38), *Tylotriton verrucosus* (Ie =

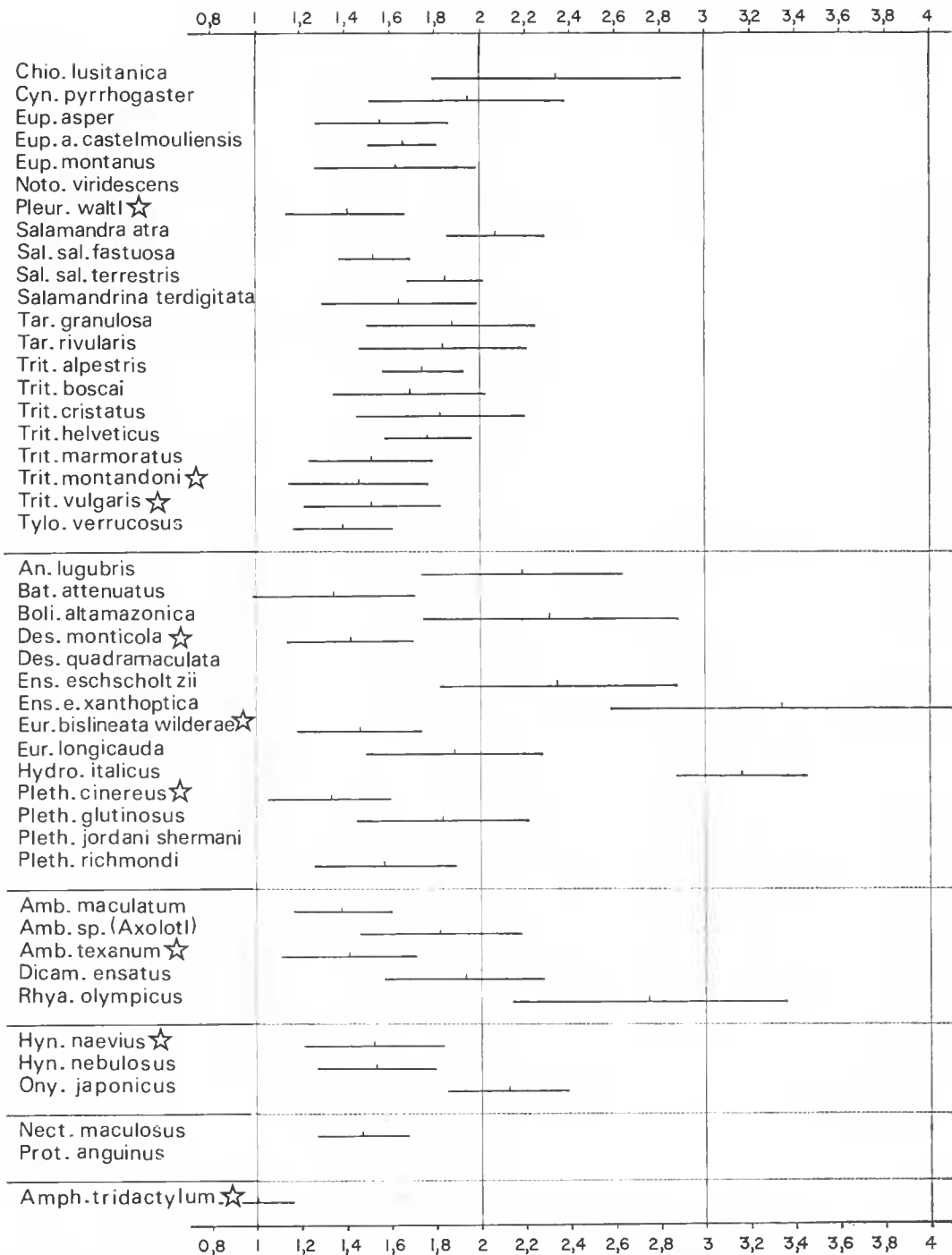


FIG. 2. — Représentation schématique des valeurs moyennes et de la variabilité des indices d'évolution (Ic) de l'encéphale des Urodèles. Les espèces suivies d'un astérisque constituent le lot de « base ». Se reporter au tableau II pour interpréter les abréviations des noms de genre et pour la valeur des indices, chiffrée sur les échelles.

1,39), *Pleurodeles waltli* (Ie = 1,41), *Ambystoma texanum* (Ie = 1,41), *Desmognathus monticola* (Ie = 1,42), *Eurycea bislineata wilderae* (Ie = 1,46), *Triturus montandoni* (Ie = 1,46), *Necturus maculosus* (Ie = 1,47), *Hynobius naevius* (Ie = 1,52), *Triturus marmoratus* (Ie = 1,52) et *Triturus vulgaris* (Ie = 1,52).

Certaines espèces (*T. marmoratus*, *T. verrucosus*, *B. attenuatus* et *A. maculatum*) ont un degré d'organisation métencéphalique particulier (tabl. II) et il ne faut pas les retenir dans un lot de « base » sans adaptation marquée. Nous retirons aussi *N. maculosus* dont l'encéphale est trop diversifié (tabl. II). En conséquence, le lot de « base » des Urodèles est constitué par les espèces suivantes : *Amphiuma tridactylum*, *Plethodon cinereus*, *Pleurodeles waltli*, *Ambystoma texanum*, *Desmognathus monticola*, *Eurycea bislineata wilderae*, *Triturus montandoni*, *Hynobius naevius* et *Triturus vulgaris*. Dans ce lot de 9 espèces de base nous remarquons que : l'amplitude des Ps a un facteur 500 entre les petites espèces (*P. cinereus*, *E. bislineata wilderae*, *T. vulgaris*) et la plus grande (*A. tridactylum*) ; l'amplitude des Pe est d'environ 25 entre *P. cinereus* et *A. tridactylum*. La marge d'évolution (Me) de l'indice d'évolution est Me = 1,52 pour les Urodèles de « base » contre Me = 3,34 pour l'ensemble des Urodèles.

DISCUSSION — CONCLUSION

Avant d'entreprendre la discussion de nos résultats nous estimons souhaitable de rappeler la fonction classiquement attribuée par les auteurs aux divers étages encéphaliques des Amphibiens. Le télencéphale a essentiellement un rôle olfactif (nerf I et nerf voméronasal, bulbes olfactifs, paléopallium, archipallium), tandis que la zone subpalliée reçoit des apports olfactifs mais aussi des informations sensorielles diencéphaliques (thalamus dorsal). Le diencéphale a un toit olfactif (épithalamus), des parois latérales sensibles (thalamus dorsal) et motrices (thalamus ventral), un plancher coordinateur du système végétatif (hypothalamus). Le mésencéphale a un rôle visuel (nerf II, tectum opticum) et stato-acoustico-latéral (tores semi-circulaires) ; par ailleurs il est l'origine des nerfs moteurs crâniens III et IV (tegumentum). Le métencéphale a un rôle stato-acoustico-latéral (archicérebelleum) ; il contrôle la posture et reçoit des informations optiques (paléocérebelleum). Le myélencéphale est formé par les noyaux des nerfs crâniens V à X.

L'article de JØRGENSEN (1974) fournit une mise au point sur les fonctions d'intégration de l'encéphale des Amphibiens pour les comportements alimentaire et de fuite, le comportement reproducteur et le contrôle des activités hypophysaires ; ces trois directions d'investigation correspondent aux tendances actuelles de la recherche. Bien qu'il ne soit pas encore possible d'établir une relation étroite entre les travaux de neurophysiologie et de neuroanatomie, nous jugeons souhaitable de comparer les résultats acquis en neurophysiologie du comportement alimentaire et de fuite, d'une part, du comportement reproducteur, d'autre part, avec le niveau d'encéphalisation des unités impliquées.

Le travail de DIEBSCHLAG (1935) apporte des généralités sur le rôle de l'encéphale par des expérimentations sur *Triturus cristatus*, *Triturus alpestris* et *Triturus vulgaris*. Chez les Urodèles aquatiques, la localisation des proies fait intervenir la vue, l'olfaction et la ligne latérale (NICHOLAS, 1921). La ligne latérale peut suffire pour détecter des proies

en mouvement chez l'axolotl (SCHARRER, 1932 ; DETWILER, 1945). Nous avons montré que chez l'axolotl le mésencéphale est peu développé tandis que le télencéphale a un développement normal (tabl. II). Si nous considérons quelques espèces inféodées au milieu aquatique (axolotl, *Necturus maculosus*, *Proteus anguinus* et *Amphiuma tridactylum*), nous remarquons un développement du télencéphale (donc de l'olfaction) supérieur à celui du mésencéphale (tabl. II). Il ne semble pas qu'il y ait dominance du rôle de la vue sur celui de l'olfaction (ou l'inverse) pour l'ensemble des Urodèles terrestres ; il s'agirait plutôt d'une tendance phylogénétique comme le montre la comparaison des Salamandridae et des Plethodontidae. Chez les Salamandridae l'olfaction est plus développée que la vue ; chez des formes évoluées comme les Plethodontidae c'est la vue qui domine (tabl. II).

L'intégration encéphalique du comportement migratoire vers les lieux de reproduction a été étudiée chez quelques espèces. BLANCHARD (1930) chez *Ambystoma maculatum* et HURLBERT (1969) chez *Notophthalmus viridescens* ont montré qu'il y a une corrélation entre migrations de reproduction et certains facteurs climatiques. Les travaux récents sur le genre *Taricha* pour la toxicité de la peau (BRODIE et coll., 1974), l'électrophorèse des deshydrogénases (SALTRE et KITTO, 1966) et la génétique des populations (HEDGECOCK et AYALA, 1974) mettent en évidence une forte variation interspécifique en particulier entre *T. rivularis* et *T. granulosa*. Selon GRANT, ANDERSON et TWITTY (1968), *Taricha rivularis* est incapable de trouver une orientation migratoire convenable si son olfaction est supprimée. Or, nous avons montré (tabl. II) que l'étage encéphalique le plus développé de *T. rivularis* est précisément le télencéphale (responsable de l'olfaction). Chez *Taricha granulosa*, étudié par LANDRETH et FERGUSON (1967), l'olfaction ne joue aucun rôle dans l'orientation migratoire et le télencéphale est le moins développé des étages encéphaliques (tabl. II). En revanche le mésencéphale est l'étage le plus développé ; selon LANDRETH et FERGUSON (1967), le tectum opticum serait en cause dans l'orientation migratoire de cette espèce.

Ces exemples montrent qu'il existe un lien entre le développement d'un étage encéphalique et ses capacités fonctionnelles. Les indices de dispersion que nous avons calculés ont donc une signification plus profonde que celle de simple critère d'anatomie comparée. Il ne s'agit pas, bien entendu, d'une démonstration parfaite mais sa base empirique garantit sa valeur. Nos vues rejoignent celles de JERISON (1974) à propos du « principle of proper mass : The mass of neural tissue controlling a particular function is appropriate to the amount of information processing involved in performing the function. This implies that in comparisons among species the importance of a function in the life of each species will be reflected by the absolute amount of neural tissue for that function in each species. It also implies that, within a species, the relative mass of neural tissue associated with different functions are related to the relative importance of the functions in the species ». Selon JERISON (1974), le volume d'une unité encéphalique est une expression de la quantité neuronique ; toutefois, le nombre de neurones n'étant pas aussi fondamental que le réseau interneuronique, un problème se pose. L'auteur considère alors que « there must be an intimate relationship between the number of neurons and the complexity of the neuronal network ». Dans un travail ultérieur sur la densité et le diamètre nucléaires des structures télencéphaliques des Urodèles, nous aurons l'occasion de reprendre ce problème qui déborde le cadre de notre article.

A l'occasion d'un précédent travail (THIREAU, 1975c) nous avons fait quelques remarques sur les insuffisances méthodologiques de RÖHRS (1955) ; cependant, nous nous proposons

de comparer nos résultats avec ceux de cet auteur sur l'analyse volumétrique encéphalique. Avec l'étude de la forme encéphalique et du développement pallié, RÖHRS pense que les Plethodontidae sont hautement différenciés. Ceci apparaît aussi à partir des valeurs des indices de dispersion, d'encéphalisation et d'évolution. De plus, par rapport aux Plethodontidae de « base » (*Desmognathus monticola*, *Eurycea bislineata wilderae* et *Plethodon cinereus*), l'ensemble des autres espèces est progressif ; quant à *Batrachoseps attenuatus*, il représente une adaptation régressive. Nous ne partageons absolument pas le point de vue de RÖHRS qui veut qu' hormis la zone palliée, le reste de l'encéphale soit sans potentialité évolutive. Nous avons montré au contraire combien sont évolutifs les étages mésencéphalique et métencéphalique. Chez *Proteus anguinus*, RÖHRS note un développement du diencéphale ; ceci nous semble inexact d'après nos résultats, cet étage étant peu développé. Nous n'avons pas de donnée quantitative sur le métencéphale qui semble réduit à de petits auricules. Nos résultats sont à rapprocher de ceux de DURAND (1971) ; pour cet auteur, « le développement des régions diencéphaliques et mésencéphaliques est moindre ». Enfin, RÖHRS attribue une nette position d'exception à l'encéphale de *Triturus alpestris* : nos résultats permettent tout au plus de considérer cette espèce comme normalement progressive.

L'évolution des familles d'Urodèles à partir des résultats de l'indice d'évolution (Ie) est fournie par l'importance de la variabilité interspécifique. Il est bien évident que si l'encéphale est un bon organe d'enregistrement des phénomènes évolutifs, il ne peut pas déterminer à lui seul le niveau d'évolution d'une famille. Les valeurs Ie de chacune des familles étudiées ne sont connues qu'à partir d'un nombre limité d'espèces, l'ordre croissant de fiabilité s'établissant ainsi : Plethodontidae, Ambystomatidae, Hynobiidae, Proteidae, Salamandridae, Amphiumidae¹. Il convient de souligner que les Amphiumidae qui ont servi de famille de « base » pour le calcul des valeurs Ie représente la famille la plus fiable de toutes celles qui sont étudiées. L'indice d'évolution des familles (Ie) fournit le classement suivant par ordre croissant de niveau évolutif : Amphiumidae, Proteidae, Salamandridae, Hynobiidae, Ambystomatidae et Plethodontidae. Ce gradient évolutif témoigne d'un stade actuel d'évolution croissant sans préjuger du caractère plus ancien des familles à indice d'évolution faible. Pour qu'il en soit ainsi, il faudrait que la vitesse d'évolution phylogénétique soit constante quelle que soit la famille. Le problème, en fait, n'est pas simple et il serait prématuré de pousser plus avant la discussion. Nous préférons attendre d'autres résultats d'ensemble chez les familles d'Urodèles (pour le volume, la densité et le diamètre nucléaires des structures et des zones télencéphaliques) afin de savoir si nous devons donner au classement familial des Urodèles que nous proposons une valeur générale. Alors seulement il deviendra possible de relier nos résultats aux travaux d'ensemble discutant des affinités évolutives du groupe.

Remerciements

Je remercie M. le Pr. R. BAUCHOT d'avoir eu l'obligeance de relire mon manuscrit. Je remercie aussi M^{me} J. POUILLAOUEC-DEFAY pour sa participation au travail technique et toutes les personnes m'ayant fourni des animaux (M^{mes} et MM. ALCHER, CARVER, CRESPO, MORIZOT, MUNDEL, PINE, TUCK et ZAGAGLIONI).

1. Pour chaque famille, nous calculons l'effectif total d'espèces et de sous-espèces étudiées en % du contingent mondial. Nous considérons comme une constante, d'une famille à l'autre, la représentativité des espèces et sous-espèces retenues dans chacune d'elles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAUCHOT, R., 1963. — L'architectonique comparée, qualitative et quantitative du diencéphale des Insectivores. *Mammalia*, Paris, **27**, suppl. 1 : 1-400.
- BAUCHOT, R., et R. PLATEL, 1973. — L'encéphalisation. *La Recherche*, Paris, **4** (40) : 1069-1077.
- BAUCHOT, R., et H. STEPHAN, 1964. — Le poids encéphalique chez les Insectivores malgaches. *Acta zool., Stockh.*, **45** : 63-75.
- BAUCHOT, R., et H. STEPHAN, 1966. — Données nouvelles sur l'encéphalisation des Insectivores et des Prosimiens. *Mammalia*, Paris, **30** (1) : 160-196.
- BLANCHARD, F., 1930. — The stimulus to the breeding migration of the spotted salamander, *Ambystoma maculatum* (Shaw). *Am. Nat.*, **64** : 154-167.
- BRODIE, E., L. HENSEL, et J. JOHNSON, 1974. — Toxicity of the Urodele Amphibians *Taricha*, *Notophthalmus*, *Cynops* and *Paramesotriton* (Salamandridae). *Copeia*, n° 2 : 506-511.
- DELSOL, M., 1962. — Le déterminisme endocrinien de la métamorphose chez les Amphibiens. Traits particuliers de l'endocrinologie de l'adulte. Conférences de l'Institut de Zoologie, Nancy, 46 p.
- DETWILER, S., 1945. — The results of unilateral and bilateral extirpation of the forebrain of *Amblystoma*. *J. exp. Zool.*, **100** (3) : 103-117.
- DURAND, J.-P., 1971. — Recherches sur l'appareil visuel du protée, *Proteus anguinus* Laurenti, Urodèle hypogé. *Annls Spéol.*, **26** (3) : 498-824.
- DIEBSCHLAG, E., 1935. — Zur Kenntnis der Grosshirnfunktionen einiger Urodelen und Anuren. *Z. vergl. Physiol.*, **21** : 343-394.
- GRANT, D., O. ANDERSON et V. TWITTY, 1968. — Homing Orientation by Olfaction in Newts (*Taricha rivularis*). *Science, Washington*, **160** (3834) : 1354-1356.
- HEDGECOCK, D., et F. AYALA, 1974. — Evolutionary Divergence in the Genus *Taricha* (Salamandridae). *Copeia*, n° 3 : 738-747.
- HUMPHREY, D., 1958. — New chromosome number for the order Caudata. *Science, Washington*, **128** : 304.
- HURLBERT, S., 1969. — The breeding migrations and interhabitat wandering of the vermilion-spotted newt *Notophthalmus viridescens* (Rafinesque). *Ecol. Monogr.*, **39** (2) : 465-488.
- JERISON, H., 1973. — Evolution of the Brain and Intelligence. Academic Press, New-York, xiv + 482 p.
- JØRGENSEN, C., 1974. — Integrative Functions of the Brain. In : Physiology of the Amphibia. II. Academic Press, New-York, xi + 592 p.
- KEZER, J., et H. MACGREGOR, 1971. — A fresh look at meiosis and centromeric heterochromatin in the red-backed salamander, *Plethodon cinereus cinereus* (Green). *Chromosoma*, **33** : 146-166.
- KEZER, J., T. SETO, et C. POMERAT, 1965. — Cytological evidence against parallel evolution of *Necturus* and *Proteus*. *Am. Nat.*, **99** : 453-458.
- LANDRETH, H., et D. FERGUSON, 1967. — Newts : Sun-Compass Orientation. *Science, Washington*, **158** (3807) : 1459-1461.
- LARSEN, J., et D. GUTHRIE, 1974. — Parallelism in the Proteidae Reconsidered. *Copeia*, n° 3 : 635-643.
- MORESCALCHI, A., 1971. — Comparative Karyology of the Amphibia. *Boll. Zool.*, **38** (3) : 317-320.

- NICHOLAS, J., 1922. — The reactions of *Amblystoma tigrinum* to olfactory stimuli. *J. exp. Zool.*, **35** : 257-281.
- ROHRS, M., 1955. — Vergleichende Untersuchungen an Hirnen verschiedener Urodelen. *Z. wiss. Zool.*, **158** (2/4) : 344-420.
- SALTRE, S., et G. KITTO, 1966. — Electrophoretic Patterns of Dehydrogenases in Salamanders of the Genus *Taricha Copeia*, n° 4 : 130-132.
- SCHARRER, E., 1932. — Experiments on the function of the lateral-line organs in the larvae of *Amblystoma punctatum*. *J. exp. Zool.*, **61** (1) : 109-114.
- STEPHAN, H., et P. PIRLOT, 1970. — Volumetric Comparisons of Brain Structures in Bats. *Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforschung*, Frankfurt a/Main, **8** (3) : 200-236.
- TEISSIER, G., 1948. — La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** (1) : 14-53.
- THIREAU, M., 1973a. — L'encéphale de l'Euprocte des Pyrénées, *Euproctus asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). La relation encéphalo-somatique et le dimorphisme sexuel. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 188, Zool. 127 : 1497-1513.
- 1973b. — L'encéphale de *Triturus helveticus helveticus* (Razoumowsky, 1789) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 199, Zool. 131 : 1621-1631.
- 1975a. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. I. Relations intraspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 297, Zool. 207 : 467-482.
- 1975b. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. II. Relations interspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 297, Zool. 207 : 483-501.
- 1975c. — Étude cytoarchitecturale qualitative et quantitative du tencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 297, Zool. 207 : 503-535.
- 1975d. — Variabilité dans l'analyse volumétrique de l'encéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata). *Bull. Soc. zool. Fr.*, Paris, 100 : 375-384.
- 1975e. — Données sur la variabilité volumétrique dans l'analyse de l'encéphale d'*Hydromantes italicus* Dunn (Amphibia, Caudata). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 322, Zool. 229 : 1065-1080.
- THIREAU, M., R. BAUCHOT, R. PLATEL et J.-M. RIDET, 1973. — L'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 106, Zool. 80 : 49-65.

Manuscrit déposé le 13 mars 1975.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3^e sér., n° 378, mai-juin 1976,
Zoologie 266 : 527-544.

Achévé d'imprimer le 30 juillet 1976.